

Morphogénèse d'*Heligmosomoides polygyrus polygyrus* (Dujardin, 1845) (Trichostrongylina, Heligmosomoidea) chez *Apodemus flavicollis* en France. Comparaison avec les espèces proches : *Heligmosomoides laevis* (Dujardin, 1845) et *Heligmosomum mixtum* Schulz, 1954, parasites d'Arvicolidae

par Gabriel N'ZOBADILA, Johnny BOYER & Marie-Claude DURETTE-DESSET

Résumé. — Seulement trois espèces d'Heligmosomidae sont communes dans la faune de France : *Heligmosomoides laevis* parasite de *Microtus arvalis*, *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* parasite d'*Apodemus* spp. et de *Mus musculus*, *Heligmosomum mixtum* parasite de *Clethrionomys glareolus*. La morphogénèse de ces trois espèces est décrite chez leurs hôtes naturels respectifs. La morphogénèse larvaire ne confirme pas la position phylétique des adultes puisque les synophes de la L₄ d'*Heligmosomoides laevis* et d'*Heligmosomum mixtum* sont comparables et s'opposent à ceux d'*Heligmosomoides polygyrus polygyrus* et d'*Heligmosomoides yamaguti*. Les deux genres *Heligmosomoides* (crêtes longitudinales) et *Heligmosomum* (crêtes obliques sur au moins une des quatre faces du corps) sont donc extrêmement proches. Nous pensons donc que la nouvelle subdivision du genre *Heligmosomum* en deux sous-genres, *Heligmosomum* et *Pseudoheligmosomum*, ne peut être acceptée, d'autant plus que l'espèce-type du sous-genre *Pseudoheligmosomum* a été mal identifiée : en effet, *Heligmosomum mixtum sensu* Asakawa et Satoh, 1987, n'est pas l'espèce de Schulz (1954). Nous proposons de la nommer *Heligmosomum asakawai* n.sp.

Mots-clés. — *Heligmosomoides*, *Heligmosomum*, Nematoda, Trichostrongylina, Rongeurs, zone paléarctique, morphogénèse.

Morphogenesis of *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* (Dujardin, 1845) (Trichostrongylina, Heligmosomoidea), a parasite of *Apodemus flavicollis* in France. Comparison with related species: *Heligmosomoides laevis* (Dujardin, 1845) and *Heligmosomum mixtum* Schulz, 1954, parasites of Arvicolidae

Abstract. — Only three species of the Heligmosomidae are common in France, *Heligmosomoides laevis*, a parasite of *Microtus arvalis*, *Heligmosomoides polygyrus polygyrus*, a parasite of *Apodemus* spp. and *Mus musculus*, and *Heligmosomum mixtum*, a parasite of *Clethrionomys glareolus*. The morphogenesis of these three species is studied in their respective natural hosts. The larval morphogenesis does not confirm the current phyletic position of the adults, since the synophes of *Heligmosomoides laevis* and *Heligmosomum mixtum* fourth stage larvae are similar and differ from those of *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* and *Heligmosomum yamaguti*. Therefore, the two genera, *Heligmosomoides* (longitudinal ridges) and *Heligmosomum* (oblique ridges on at least one quarter of the body), are very closely related. The subdivision of the genus *Heligmosomum* into two subgenera cannot be accepted since the type species of *Pseudoheligmosomum* was not identified correctly: in fact, *Heligmosomum mixtum sensu* Asakawa and Satoh, 1987 is not the species as described by Schulz (1954). We propose to name it *Heligmosomum asakawai* n.sp.

Key-words. — *Heligmosomoides*, *Heligmosomum*, Nematoda, Trichostrongylina, rodents, Palaearctic region, morphogenesis.

G. N'ZOBADILA, J. BOYER & M.-C. DURETTE-DESSET, Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Biologie parasitaire, Protistologie, Helminthologie, associé au CNRS (URA 114), 61 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05

INTRODUCTION

Sur les quarante-six cycles réalisés chez les Trichostrongylina, seulement sept sont connus chez les Heligmosomoidea (cf. DURETTE-DESSET & CHABAUD 1993), qui représentent la sous-famille morphologiquement la plus évoluée de tous les Trichostrongles. La plupart de ces cycles concernent des Heligmonellidae, sous-famille des Nippostrongylinae parasites de Rongeurs Myomorphes. Actuellement seuls deux cycles biologiques sont connus chez les Heligmosomidae : celui d'*Heligmosomoides polygyrus bakeri* Durette-Desset *et al.*, 1972, parasite de *Mus musculus* et de Cricetidae en zone néarctique, décrit brièvement pour la première fois par Spurlock (1943), et celui d'*Heligmosomoides kurilensis kobayashii*, parasite d'*Apodemus speciosus* au Japon, décrit par Asakawa (1987). Dans les deux cas, les cycles ont été réalisés chez des animaux d'origine expérimentale, souris de laboratoire (*Mus musculus*) pour le premier, souris de laboratoire et mérions (*Meriones unguiculatus*) pour les seconds, ces derniers étant des hôtes inhabituels. *Heligmosomoides polygyrus bakeri* est d'après DURETTE-DESSET *et al.* (1972), une des deux sous-espèces américaines d'*Heligmosomoides polygyrus polygyrus* (Dujardin, 1845), parasite d'*Apodemus* spp. et plus exceptionnellement de la *Mus musculus* en Europe. Dès 1971, FORRESTER avait noté qu'il existait une différence entre les deux populations, européenne et américaine. Ce n'est qu'en 1983 qu'HASEGAWA *et al.* ont clairement exprimé que les très nombreux travaux réalisés sur *Heligmosomoides polygyrus* (= *Nematospiroides dubius* Baylis, 1926) concernaient, non pas la sous-espèce européenne *Heligmosomoides polygyrus polygyrus*, mais la sous-espèce américaine *Heligmosomoides polygyrus bakeri*. La souche, nommée « souche 50 » par FORRESTER (1971) a été isolée par EHRENFORD en 1950 à partir d'œufs trouvés dans les fèces de *Peromyscus maniculatus* en Californie (voir EHRENFORD 1954). Depuis 1950, elle a été entretenue sur souris de laboratoire et distribuée dans le monde entier.

C'est probablement une des raisons pour lesquelles les travaux concernant *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* sont restés très fragmentaires. Seule la phase libre du cycle a été étudiée en détail par ROMAN (1951) puis FAHMY (1956). Rappelons cependant que ce sont ELTON *et al.* (1931) qui ont découvert les premiers, chez *Apodemus sylvaticus* en Angleterre, la présence de pseudokystes contenant des *Heligmosomoides polygyrus polygyrus*. Or la présence de ces pseudokystes paraît caractéristique du cycle des Heligmosomidae.

Enfin, très récemment, BROWN *et al.* (1994) ont étudié le rythme de production des œufs d'*Heligmosomoides polygyrus polygyrus* chez *Apodemus sylvaticus*.

Il nous a donc paru intéressant d'étudier de façon approfondie le cycle biologique d'*Heligmosomoides polygyrus polygyrus* avec un double objectif :

— *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* est une des rares espèces d'Heligmosomidae qui parasite des Muridae et non des Arvicolidae¹. Nous avons donc cherché à situer cette espèce systématiquement et biologiquement par rapport aux deux autres espèces d'Heligmosomidae les plus communes en France, *Heligmosomoides laevis* (Dujardin, 1845) et *Heligmosomum mixtum* (Schulz, 1954), toutes deux parasites d'Arvicolidae.

1. L'espèce a été signalée à différentes reprises chez des Arvicolidae en Europe occidentale mais il pourrait s'agir d'erreurs d'identification comme le suggèrent QUINNEL *et al.* (1991).

— Récemment des études comparatives d'immunité croisée et de variabilité génétique entre *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* et sa sous-espèce américaine *Heligmosomoides polygyrus bakeri* ont été réalisées (QUINELL *et al.* 1991; ABU-MADI *et al.* 1994). Nous avons donc cherché à savoir s'il existait des différences entre la biologie d'*Heligmosomoides polygyrus polygyrus* et celle d'*Heligmosomoides polygyrus bakeri*.

Pour réaliser ces deux objectifs, nous avons choisi de travailler avec les hôtes naturels de ces différentes espèces. L'objet du présent travail concerne l'étude de la morphogenèse d'*Heligmosomoides polygyrus polygyrus* comparée à celles d'*Heligmosomoides laevis* et d'*Heligmosomum mixtum*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

LES HÔTES

Les cycles biologiques des trois espèces de la faune de France ont été établis chez des hôtes naturels sains, en élevage au laboratoire. Les hôtes infestés naturellement ont fourni les fèces contenant les œufs donnant les larves de Trichostrongles : *Apodemus flavicollis* Melchior, 1834 pour le cycle d'*Heligmosomoides polygyrus polygyrus*, *Microtus arvalis* Pallas, 1779 pour le cycle d'*Heligmosomoides laevis* et *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780 pour celui d'*Heligmosomum mixtum*.

LES COPROCULTURES

Les coprocultures sont faites à partir des œufs se trouvant dans les fèces d'animaux rapportés de Septfontaines (Doubs-France). Deux méthodes de coproculture ont été utilisées pour obtenir les stades larvaires libres : la méthode de BRUMPT (1922), modifiée par DURETTE-DESSET & CASSONE (1987), qui permet d'obtenir directement des larves infestantes, récoltées une à une à la pipette, comptées et conservées à l'étuve à 22°C dans de l'eau à pH neutre et la méthode d'HUBERT & KERBŒUF (1984), qui permet d'étudier la morphogenèse des stades libres.

MODES D'INFESTATION

Tous les rongeurs sont infestés par voie buccale en dose unique avec des larves 3 engainées. Les larves sont concentrées dans un petit volume d'eau et aspirées à l'aide d'une seringue munie d'une aiguille à embout recourbé, constituant une sonde au moyen de laquelle elles sont injectées dans l'estomac du rongeur.

Les *Apodemus* sont infestés avec 150 larves d'*Heligmosomoides polygyrus polygyrus* âgées de une à trois semaines, les *Microtus* avec 100 larves d'*Heligmosomoides laevis* âgées de quatre à douze jours, et les *Clethrionomys* avec 100 larves d'*Heligmosomum mixtum*, âgées de six à seize jours. La disparité du nombre et de l'âge des larves infestantes inoculées est due au fait que ces deux paramètres sont fonction du matériel disponible (hôtes sains et larves infestantes).

RECHERCHE ET RÉCOLTE DES PARASITES

Les stades libres proviennent du développement des œufs mis en culture. Ils sont recueillis à midi, puis tous les jours de J₁ à J₆. Les larves obtenues à ces dates sont mises entre lame et lamelle, légèrement chauffées à la flamme pour permettre leur extension et leur immobilisation. Elles sont ensuite dessinées à frais.

Les stades parasites sont recueillis par autopsie des rongeurs infestés expérimentalement. Lors de l'autopsie, les différents organes, foie, poumons, cœur, estomac et intestin grêle sont prélevés et dilacérés dans de l'eau physiologique. L'intestin est coupé en quatre parties de longueurs équivalentes (notées Int₁, Int₂, Int₃ et Int₄) du duodénum jusqu'au cæcum. Les vers sont récoltés sous la loupe, comptés et fixés à l'éthanol 70° bouillant dans lequel ils sont conservés.

L'étude du synphyte est faite selon la méthode de DURETTE-DESSET (1985).

SYMBOLES UTILISÉS

L ₁	larve du premier stade;
L ₂	larve du deuxième stade;
(L ₃)	larve 3 engainée dans la cuticule de la L ₂ ;
L ₃	larve du troisième stade;
(L ₄)	larve 4 engainée dans la cuticule de la L ₃ ;
L ₄	larve du quatrième stade;
(Im)	ver immature ou juvénile, enfermé dans la cuticule de la L ₄ ,
Im	ver immature ou juvénile;
Ad	adulte.

RÉSULTATS

DESCRIPTION ET IDENTIFICATION DES STADES LARVAIRES LIBRES

Chez les trois espèces, les deux premiers stades sont très proches morphologiquement et sont différenciés principalement par leur taille. De plus entre la L₁ et la L₂, chez *Heligmosomoides laevis*, l'ébauche génitale grandit notablement (Fig. 1), chez *Heligmosomoides polygyrus polygyrus*, les renflements cuticulaires latéraux ont une forme différente (Fig. 2F, G) et, chez *Heligmosomum mixtum*, la queue de la L₂ est beaucoup plus longue (Fig. 3A, B). Le troisième stade se reconnaît par sa double cuticule puisqu'il reste enfermé dans la cuticule du deuxième stade. Les sexes des stades libres ne peuvent pas être déterminés.

Les trois stades larvaires ont un pharynx bien différencié. L'œsophage est rhabditoïde chez la L₁ et la L₂, et strongyloïde chez la (L₃). L'anneau nerveux est situé au milieu de la longueur de l'œsophage. Les deirides ne sont visibles que chez les larves d'*Heligmosomoides polygyrus polygyrus* (Fig. 2E), le pore excréteur n'apparaît généralement que chez la larve 3. L'ébauche génitale est située légèrement en arrière du milieu du corps.

Les principales mensurations des stades libres sont données dans le tableau 1 pour *Heligmosomoides laevis*, le tableau 2 pour *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* et le tableau 3 pour *Heligmosomum mixtum*.

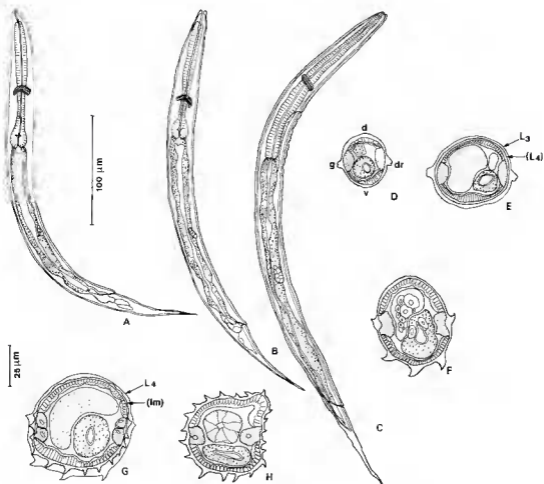


FIG. 1. — *Heligmosomoides laevis* (Dujardin, 1845). A-C: stades larvaires libres en vue latérale droite. A, L_1 à J_1 . B, L_2 à J_3 . C, (L_3) à J_4 . D-H: stades larvaires parasites et immatures, coupes transversales au milieu du corps. D, L_3 mâle à J_4 . E, (L_4) mâle à J_4 , le sytolophe de la L_4 n'est pas encore formé. F, L_4 mâle à J_4 . G, (Im) femelle à J_5 . H, Im, femelle à J_5 . Toutes les coupes de corps sont orientées comme la figure D, d, dos; v, ventre; g, gauche; dr, droite; (L_3), larve 3 enfermée dans la L_2 ; (L_4), larve 4 enfermée dans la cuticule de la L_3 ; (Im), ver immature enfermée dans la L_4 . Échelles: A-C: 100 μm , D-H: 25 μm .

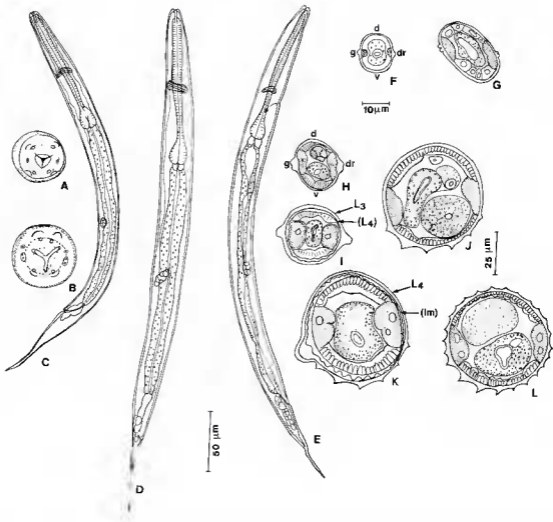


FIG. 2. — *Heligmosomodes polygyrus polygyrus* (Dujardin, 1845). A, L₁ mâle à J₄, tête en vue apicale. B, Im. mâle à J₆, id. C-E : stades larvaires libres. C, L₁ à J₂, vue latérale gauche. D, L₁ à J₄, vue latérale droite. E, (L₁) à J₆, vue latérale droite. F-L : coupes transversales au milieu du corps. F-G : stades larvaires libres, F, L₁ à J₂, G, L₂ à J₄. H-L : stades larvaires parasites et immatures, H, L₃ femelle à J₃, I, (L₄) femelle à J₃, J, L₄ mâle à J₅; K, (Im) femelle à J₆, L, Im mâle à J₆. Toutes les coupes de corps sont orientées comme la figure F, d, dos, v, ventre; g, gauche; dr, droite. (L₃), Larve 3 enfermée dans la cuticule de la L₂; (L₄), Larve 4 enfermée dans la cuticule de la L₃; (Im), ver immature enfermée dans la cuticule de la L₃. Échelles : A, B, G-L : 25 μm, C-E : 50 μm, F : 10 μm.

TABLEAU 1. — Principales mensurations exprimées en μm des stades libres L₁, L₂, (L₃) d'*Heligmosomoides laevis*.

Jours après mise en culture des œufs	J1	J2	J3	J4
Stades larvaires	L1	L1	L2	(L3)
Nombre de larves mesurées	10	3	5	5
Longueur du corps	366,5 305 - 406	386 360 - 412	433,5 397 - 475	480 402 - 500
Largeur du corps	24,5 22 - 28	26 25 - 28	27 25 - 30	26,5 21 - 32
Hauteur du pharynx	11,5 9 - 13	11,5 8 - 14	14 13 - 15	13 10 - 17
Position anneau nerveux par rapport à la tête	80,5 68 - 108	81 76 - 85	81 70 - 90	79,5 75 - 82
Position pore excréteur par rapport à la tête	-	-	-	79,5 75 - 82
Longueur de l'œsophage	122,5 108 - 148	121,5 115 - 125	135 122 - 148	133 125 - 138
Longueur de l'ébauche génitale	10,5 9 - 14	12 10 - 14	13,5 12 - 16	14,5 13 - 16
Dist. ébauche gén. / queue sur longueur du corps	44,5 39 - 50,5	48,5 47 - 49,5	47,5 45,5 - 52	51 47 - 54
Longueur de la queue	76,5 60 - 87	86,5 85 - 87	96 90 - 110	86,5 82 - 93

IDENTIFICATION ET MORPHOGENÈSE DES STADES LARVAIRES PARASITES ET DES VERS IMMATURES

Identification du sexe

À partir de J₂ après l'infestation et très nettement à J₃, la morphologie et la migration de l'ébauche génitale de la larve 3 deviennent caractéristiques du sexe, l'ébauche migrant plus postérieurement chez la femelle que chez le mâle (Fig. 4A, B; Fig. 5A, B; Fig. 6A, F).

Identification des différents stades

Les L₄ se différencient des L₃ par la disparition du pharynx, l'apparition d'un synlophe probablement liée à l'enroulement du corps, l'apparition d'une épine caudale dans les deux sexes et, de plus, chez le mâle, par le gonflement de la queue.

Les immatures se différencient des L₄ par l'apparition d'une vésicule céphalique, d'un nouveau synlophe et par la différenciation complète des organes génitaux.

Les mues 3 et 4 se font de la même façon dans les deux sexes : la cuticule de la L₄ présente des ondulations ventrales, tandis que celle de l'immature présente d'abord des ondulations dorsales, puis ventrales. Ces ondulations correspondent à la formation des crêtes cuticulaires. Puis, la cuticule, aussi bien chez la L₄ que chez l'immature, se décolle d'abord sur la face ventrale, puis dans la région caudale, la face dorsale et enfin la région apicale par où sortira le ver.

TABLEAU 2. — Principales mensurations exprimées en μm des stades libres L₁, L₂, (L₃) d'*Heligmosomoides polygyrus polygyrus*.

Jours après mise en culture des œufs	J2	J3	J6
Stades larvaires	L1	L2	(L3)
Nombre de larves mesurées	10	5	11
Longueur du corps	494 443 - 546	514 440 - 548	522,5 494 - 633
Largeur du corps	28,5 23 - 34	27 25 - 30	27 24 - 36
Hauteur du pharynx	18,5 16 - 20	18 16 - 20	17 15 - 19
Position anneau nerveux par rapport à la tête	91,5 75 - 100	98 81 - 108	104 85 - 130
Position pore excréteur par rapport à la tête	-	-	115,5 95 - 140
Longueur de l'œsophage	147,5 140 - 158	150 144 - 158	179,5 142 - 230
Longueur de l'ébauche génitale	13,5 11 - 20	15 10 - 22	20 12 - 25
Dist. ébauche gén. / queue sur longueur du corps	222,5 167 - 257	229 203 - 250	244 222 - 295
Longueur de la queue	94,5 72 - 102	90,5 87 - 99	93 84 - 100

Morphogenèse

La morphogenèse des stades larvaires parasites et des immatures apparaît sur la Fig. 4 pour *Heligmosomoides laevis*, la Fig. 5 pour *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* et la Fig. 6 pour *Heligmosomum mixtum*. Nous ne décrivons ici que le synlophe, les autres caractères étant identiques à ceux décrits chez les Nippostrongylinae (voir DURETTE-DESSET & CASSONE 1987).

Chez la larve 3, il n'y a pas de véritable synlophe, mais la cuticule chez les trois espèces porte deux renflements latéraux bifides qui s'étendent tout le long du corps (Figs 1D, 2H, 3D).

Chez la larve 4, le synlophe est formé de crêtes cuticulaires longitudinales, naissant en arrière de la vésicule céphalique et disparaissant au niveau de l'anus ou à l'emplacement de la vulve chez la femelle et juste en avant de la future bourse caudale chez le mâle. Chez *Heligmosomoides laevis* (Fig. 1F) et *Heligmosomum mixtum* (Fig. 3E), le synlophe larvaire est identique : il est formé de cinq crêtes cuticulaires dont trois ventrales bien développées et deux petites crêtes latérales, droite et gauche. La crête latérale droite étant dirigée en sens inverse des autres crêtes, il existe un axe d'orientation incliné à environ 45° sur l'axe sagittal. Chez *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* (Fig. 2J), le synlophe est formé de six crêtes cuticulaires ventrales, dirigées de la droite vers la gauche. Il n'existe pas de crêtes en face de chaque champ latéral, ni d'axe d'orientation.

Chez l'immature, le synopthe formé est celui de l'adulte. Chez *Heligmosomoides laevis*, il comprend dix-sept à vingt-quatre crêtes cuticulaires, dont huit à quinze crêtes dorsales et huit à dix crêtes ventrales (Fig. 1H). Celui d'*Heligmosomoides polygyrus polygyrus* est formé de vingt-quatre à trente-deux crêtes, au nombre de treize à seize sur la face dorsale et de onze à seize sur la face ventrale (Fig. 2L). Celui d'*Heligmosomum mixtum* est formé de vingt et une à vingt-six crêtes, dont neuf à douze crêtes dorsales obliques et douze à quinze crêtes ventrales longitudinales (Fig. 3G).

Chez les trois espèces, les crêtes sont orientées de la droite vers la gauche sur les deux faces, selon un axe d'orientation sub-frontal.

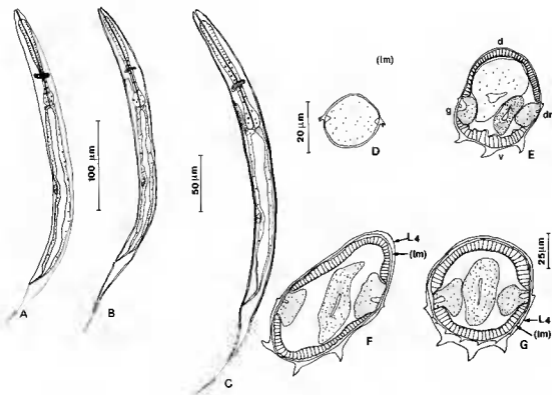


FIG. 3. — *Heligmosomum mixtum* (Schulz, 1954). A-C: stades larvaires libres en vue latérale gauche. A, L₁ à J₁; B, L₂ à J₂; C, L₃ à J₃. D-G: stades larvaires parasites et immatures, coupes transversales au milieu du corps. D, L₃ mâle à J₃; E, L₃ femelle à J₃; F, (lm) mâle à J₄, le synopthe de l'immature n'est pas encore formé. G, (lm) femelle à J₄, les synopthes de la L₄ et de l'immature sont visibles. Toutes les coupes de corps sont orientées comme la figure E, d, dos; v, ventre; g, gauche; dr, droite; (L₃). Larve 3 enfermée dans la cuticule de la L₂; (L₄), Larve 4 enfermée dans la cuticule de la L₃; (lm), ver immature enfermé dans la cuticule de la L₄. Échelles: A-B: 100 μm, C: 50 μm, D: 20 μm, E-G: 25 μm.

TABLEAU 3 — Principales mensurations exprimées en μm des stades libres L₁, L₂, (L₃) d'*Heligmosomum mixtum*.

Jours après mise en culture des œufs	J1	J2	J4
Stades larvaires	L1	L2	(L3)
Nombre de larves mesurées	10	10	10
Longueur du corps	356 304 - 405	375 332 - 414	393 360 - 457
Largeur du corps	23 19 - 26	23 21 - 27	23 20 - 27
Hauteur du pharynx	13,5 12 - 15	13,5 12 - 17	13,5 11 - 16
Position anneau nerveux par rapport à la tête	71 50 - 77	73 61 - 81	75 71 - 107
Position pore excréteur par rapport à la tête	-	85 76 - 94	86 75 - 110
Longueur de l'œsophage	105 90 - 119	106 101 - 120	113 102 - 129
Longueur de l'ébauche génitale	8 6-10	8 6 - 11	6 6-10
Dist. ébauche gén. / queue sur longueur du corps	186 167 - 219	194 169 - 234	199 170 - 250
Longueur de la queue	64 56 - 67	80 67 - 83	82 65 - 86

Chez les deux *Heligmosomoides*, les trois crêtes ventrales gauches sont plus développées que les autres crêtes et le nombre de crêtes est généralement légèrement plus élevé sur la face dorsale. Chez *Heligmosomum mixtum*, les crêtes sont de taille équivalente et leur nombre est plus important sur la face ventrale que sur la face dorsale.

Notons par ailleurs que, comme chez les autres *Trichostrongyles*, les glandes excrétrices de la L₄ sont très développées et que les papilles labiales externo-latérales n'apparaissent que chez l'adulte. De plus, ce n'est qu'au stade immature que la queue de la femelle subit une torsion de 45° par rapport à la vulve, soit vers la gauche chez *Heligmosomoides laevis*, soit vers la droite chez *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* et chez *Heligmosomum mixtum*.

Mensurations

Les principales mensurations des stades libres, des stades larvaires et des immatures sont données dans les tableaux 1 et 4 pour *Heligmosomoides laevis*, les tableaux 2 et 5 pour *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* et les tableaux 3 et 6 pour *Heligmosomum mixtum*.

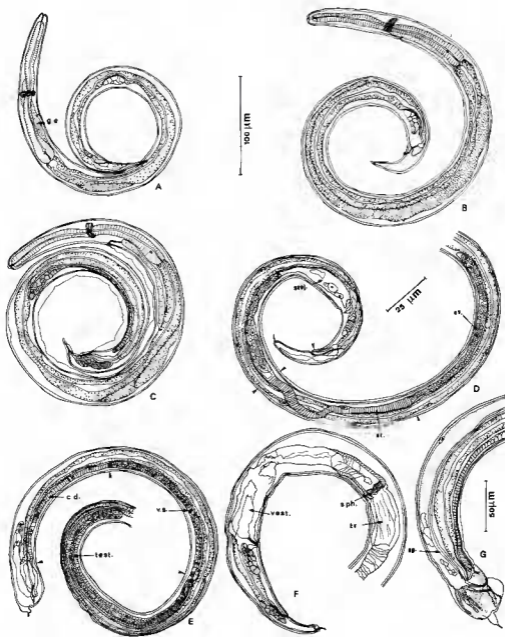


FIG. 4. — *Heligmosomoides laevis* (Dujardin, 1845), stades larvaires parasites et immatures. A, L₃ mâle à J₃, vue latérale droite. B, L₃ femelle à J₃, vue latérale gauche. C, (L₄) mâle à J₄, vue latérale gauche. D-G : parties postérieures D, L₄ femelle à J₅, en vue latérale gauche. E, L₄ mâle à J₅, vue latérale droite. F, (Im) femelle à J₅, vue latérale droite. G, (Im) mâle à J₅, vue latérale droite. (L₄), larve 4 enfermée dans la cuticule de la L₃; (Im), ver immature enfermée dans la cuticule de la L₄ g.e., glande excrétrice; c.d., canal déferent; test., testicule; vs., vésicule séminale; sp., spicule; vest., vestibule; sph., sphincter; tr., trompe. Sur la figure D, les flèches indiquent les différentes parties de l'appareil génital femelle : ovaire (ov.), utérus (ut.), ovjecteur (ovj.). Echelles : A-C, E : 100 µm, D : 25 µm, F-G : 50 µm.

TABLEAU 4. — Principales mensurations exprimées en μm des stades larvaires parasites et des vers immatures d'*Heligmosomoides laevis* de H₆ à J₅ après l'infestation de *Microtus arvalis*. M : mâle, F : femelle.

Temps après l'infestation	H ₆	H ₁₂	H ₁₈	J ₁		J ₃	J ₃	J ₄	J ₅	J ₅
Localisation	estomac	estomac	intestin	intestin		intestin	intestin	intestin	intestin	intestin
Stades parasites	L3	L3	L3	L3		(L4)	L4	L4	(lm.)	lm.
Nombre de spécimens mesurés	6	5	5	5	M 1	3	3	2	2	2
					F 0	1	5	6	5	2
Longueur du corps	339 260 - 395	412 375 - 440	419 408 - 432	403 350 - 440	M	960	1175 925 - 1300	2660 2465 - 2815	3125 2850 - 3400	3890 3620 - 4100
					F		2000 1530 - 2480	3877 3252 - 4700	4970 4875 - 5090	
Largur du corps	20,5 20 - 26	20,5 18 - 22	21 20 - 22	22,5 22 - 24	M	40	39 36 - 42	60 52 - 70	75 60 - 65	75 70 - 80
					F		46 42 - 50	60 50 - 70	93 80 - 110	
Position anneau nerveux par rapport à la tête	81 65 - 95	98 88 - 110	91 89 - 100	82,5 68 - 95	M	115	112 90 - 130	224 182 - 250	182 145 - 220	267 250 - 285
					F		151 140 - 163	160 150 - 180	229 202 - 270	
Position pore excréteur par rapport à la tête	89 67 - 105	104 92 - 116	104 98 - 110	94 80 - 108	M	112	156 110 - 206	261 218 - 300	240 210 - 270	295 260 - 330
					F		191 182 - 200	257 242 - 285	278 230 - 320	
Longueur de l'œsophage	137 110 - 154	165 152 - 182	154 145 - 160	148 132 - 160	M	222	307 190 - 366	456 370 - 520	440 370 - 510	510 470 - 550
					F		437 365 - 510	466 452 - 525	540 500 - 585	
Longueur de l'ébauche génitale	14 12 - 18	16 14 - 19	16,5 13 - 20	16,5 17 - 22	M	38	414 340 - 555	933 743 - 1210	1530	1640 1620 - 1660
					F		298 197 - 400	1100 742 - 1130	1283 1150 - 1500	
Longueur de la queue	33,5 26 - 42	-	43 36 - 48	38,5 32 - 44	M	32	37 22 - 45	40 26 - 50	30 20 - 40	
					F		74 72 - 76	85 82 - 88	91 60 - 136	
Longueur de l'épine caudale	-	-	-	-	M		13 12 - 14	11,5 10 - 15	7,5 5 - 10	
					F		13 10 - 16	13,5 10 - 16	40	

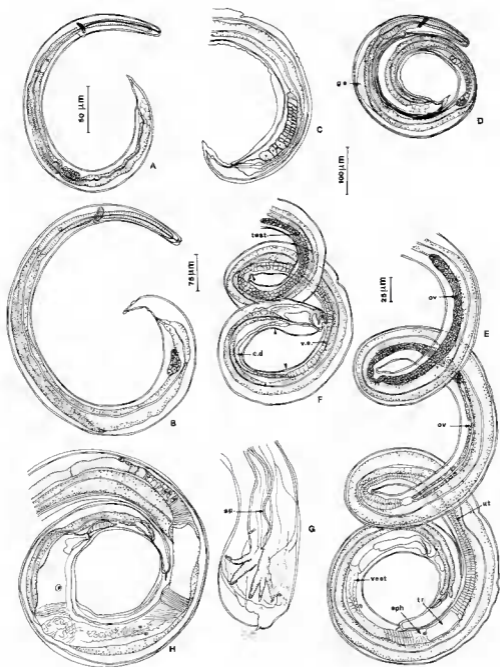


FIG. 5. — *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* (Dujardin, 1845), stades larvaires parasites et immatures. A, L₃ mâle à J₃, vue latérale droite. B, L₃ femelle à J₃, vue latérale droite. C, (L₄) femelle à J₄, vue latérale gauche. D, (L₄) mâle à J₄, vue latérale droite. E, L₄ femelle à J₅, vue latérale gauche. F-H : parties postérieures. F, L₄ mâle à J₄, vue latérale gauche. G, (Im) mâle à J₃, vue latérale gauche. H, (Im) femelle à J₄, vue latérale gauche. (L₄). Larve 4 enfermée dans la cuticule de la L₃: (Im), ver immature enfermé dans la cuticule de la L₄: sp., spicule; ov., ovaire; ut., utérus; vest., vestibule; sph., sphincter; tr., trompe; g.e., glande excrétrice. Sur la figure F, les flèches indiquent les différentes parties de l'appareil génital mâle : testicule (test.), vésicule séminale (v.s.), canal déférent (c.d.). Échelles : A, E, G-H : 50 µm, B-C : 100 µm, D, F : 75 µm.

TABLEAU 5. — Principales mensurations exprimées en μm des stades larvaires parasites et des vers immatures d'*Heligmosomoides polygyrus polygyrus* de J₁ à J₇ après l'infestation d'*Apodemus flavicollis*. M : mâle, F : femelle.

Temps après l'infestation	J1	J2	J3	J3		J4		J5		J6		J7
	estomac	intestin	intestin	intestin	intestin	intestin	intestin	intestin	intestin	intestin	intestin	intestin
Localisation	L3	L3	L3	(L4)	L4	L4	(μm)	(μm)	(μm)	(μm)	Im	Im
Nombre de spécimens mesurés	10	41	8	M 3	9	0	11	11	0	10	10	0
				F 5	12	11	0	10	10	0	0	6
Longueur du corps	430	490	610	M	905	2756		3800		5530		
	395 - 490	366 - 625	400 - 766		700 - 1065	1725 - 3540		3240 - 4650		5040 - 5950		
Largeur du corps	18	23	30	F	995	3423	5825		6880			10650
	15 - 22	16 - 32	20 - 38		640 - 1165	1040 - 4645	3275 - 7300		5810 - 7680			9750 - 12250
Position anneau nerveux par rapport à la tête	90	90	93	M	37	66		75		77		70
	72 - 102	75 - 112	78 - 110		25 - 45	38 - 90		70 - 92		68 - 90		
Position pore excréteur par rapport à la tête	105	104	110	F	44	60	74		83			70
	90 - 114	80 - 135	94 - 122		40 - 48	40 - 100	40 - 85		70 - 90			85 - 80
Longueur de l'œsophage	157	158	172	M	112	140		145		194		
	120 - 176	128 - 200	110 - 195		95 - 128	115 - 172		105 - 194		168 - 220		
Longueur de l'ébauche génitale	14	20,5	27	F	108	140	155		175			200
	12 - 28	12 - 30	16 - 37		90 - 138	95 - 184	110 - 190		160 - 200			180 - 260
Longueur de la queue	44	41	39	M	139	235		234		360		360
	35 - 53	28 - 52	35 - 50		120 - 150	158 - 370		160 - 365		330 - 470		330 - 400
Longueur de l'épine caudale	-	-	-	F	155	205	287		336			360
					102 - 180	120 - 360	150 - 330		305 - 380			330 - 400
Longueur de l'épine caudale	-	-	-	M	203	400		375		430		
					185 - 235	245 - 540		315 - 455		396 - 645		
Longueur de l'épine caudale	-	-	-	F	213	320	400		438			440
					180 - 240	178 - 490	300 - 475		410 - 467			405 - 470
Longueur de l'épine caudale	-	-	-	M	105	1465		2433				
					33 - 208	640 - 1840		1600 - 3085				
Longueur de l'épine caudale	-	-	-	F	70	673	1973		3046			
					50 - 86	80 - 1253	886 - 3125		2020 - 4000			
Longueur de l'épine caudale	-	-	-	M	49	42		45				
					46 - 52	24 - 45		28 - 60				
Longueur de l'épine caudale	-	-	-	F	44	84	95		95			120
					32 - 50	50 - 108	75 - 125		85 - 110			85 - 155
Longueur de l'épine caudale	-	-	-	M		14,5		15				
						5 - 15		10 - 22				
Longueur de l'épine caudale	-	-	-	F		13	15,5					12,5
						7 - 24	10 - 22					10 - 16

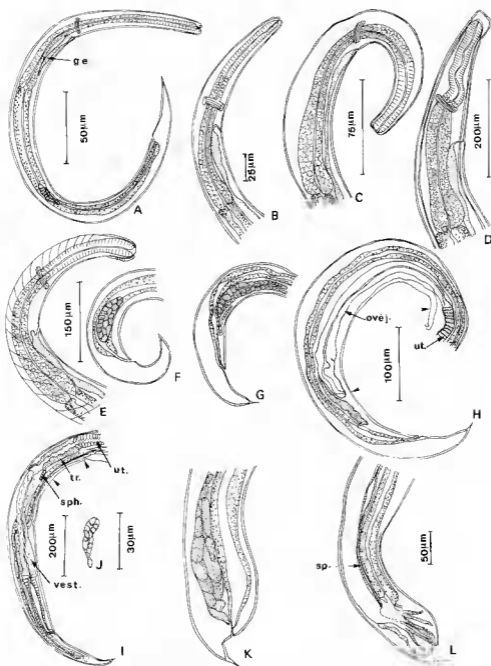


FIG. 6. — *Heligmosomum mixtum* (Sebulz, 1954), stades larvaires parasites et immatures. A, L₃ mâle à J₂, vue latérale droite. B-E; extrémités antérieures, vues latérales droites. L₃ femelle à J₂, C, L₄ femelle à J₃, D, (1m) mâle à J₄, E, 1m mâle à J₄. F-I; extrémités postérieures femelles, vues latérales droites. F, L₃ à J₂, G, L₄ à J₃, H, L₄ à J₅, I, 1m à J₆, J, L₃ mâle à J₂, ébauche génitale. K-L; mâle, parties postérieures, vues latérales droites. K, L₄ à J₅, L, (1m) à J₆, (L₄), larve 4 enfermée dans la cuticule de la L₃; (1m), veu immature enfermé dans la cuticule de la L₄. sp., spicule; ovéj., ovogecteau; ov., ovaire; ut., utérus; vest., vestibule; sph., sphincter; tr., trompe; g.e., glande excrétrice. Echelles: A: 50 µm, B: 25 µm, C: 75 µm, D: 200 µm, E: 150 µm, F-H, K: 100 µm, I: 200 µm, J: 30 µm, L: 50 µm.

TABLEAU 6. — Principales mensurations exprimées en μm des stades larvaires parasites et des vers immatures d'*Heligmosomum mixtum* de J₂ à J₁₂ après l'infestation de *Clethrionomys glareolus*. M : mâle, F : femelle.

Temps après l'infestation	J2	J3	J3		J4		J5		J6		J7		J10	
	intestin	intestin	intestin	intestin	intestin	intestin	intestin	intestin	intestin	intestin	intestin	intestin	intestin	intestin
Localisation														
Stades parasites	L3	L3		L4	L4	L4	L4	(Im.)	Im.	Im.				
Nombre de spécimens mesurés	2	2	M	4	3	3	3	5	9	8				
			F	3	3	3	5	4	7					
Longueur du corps	380 373 - 387	684 657 - 711	M	1020 985 - 1075	1300 1187 - 1475	4350 2600 - 5230	4490 3610 - 5070	4450 3100 - 6580	7700 4100 - 9200					
			F	1140 1100 - 1300	1350 1235 - 1420	4860 3700 - 5650	5110 4700 - 5720	5100 4090 - 5970	8840 7700 - 10300					
Position anneau nerveux par rapport à la tête	87 86 - 88	110 100 - 120	M	125 98 - 152	86 67 - 119	148 127 - 182	215 176 - 239	212 170 - 350	245 205 - 309					
			F	140 102 - 162	103 97 - 112	173 150 - 212	167 160 - 189	225 160 - 277	230 175 - 270					
Position pore excréteur par rapport à la tête	89,5 89 - 90	134 129 - 139	M	139 131 - 158	105 85 - 122	293 282 - 310	328 314 - 352	320 246 - 396	390 265 - 440					
			F	152 140 - 166	110 97 - 119	315 295 - 335	200 163 - 242	385 285 - 470	395 370 - 435					
Longueur de l'œsophage	142 138 - 146	219 211 - 226	M	229 209 - 254	383 280 - 459	419 400 - 447	522 518 - 534	540 487 - 594	557 514 - 594					
			F	324 297 - 345	281 246 - 320	450 440 - 470	550 477 - 590	602 495 - 677	556 525 - 595					
Longueur de l'ébauche génitale	20 18 - 22	46 44 - 47	M	177 143 - 212	183 167 - 205	1210 995 - 1360								
			F	170 127 - 211	195 95 - 324	2100 1960 - 2230								
Longueur de la queue	51 50 - 52	55 52 - 57	M											
			F	57 55 - 59	63 61 - 66	60 54 - 66	59 55 - 69	65 62 - 71	67 64 - 73					

DISCUSSION

La morphogénèse larvaire des genres *Heligmosomoides* et *Heligmosomum* révèle leurs très grandes affinités. Contrairement aux Nippostrongylineae (*Heligmosomoidea*) déjà connus, la larve 4 ne possède pas de vésicule céphalique et présente, dans les deux sexes, une épine caudale que l'on retrouvera chez la femelle adulte. La torsion de la queue ne se fait qu'au stade immature, de 45°, soit à gauche chez *Heligmosomoides laevis*, soit à droite chez *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* et *Heligmosomum mixtum*. Les synophes larvaires sont très proches, comme l'avait déjà observé ASAKAWA (1990), en décrivant le synophe de la L₄ d'*Heligmosomum yamagutii* Chabaud *et al.*, 1963. Cependant, ce synophe n'a pas de crête latérale droite, mais trois crêtes ventrales et une crête latérale gauche. Contrairement à ce que l'auteur a écrit, il n'existe donc pas d'axe d'orientation, puisque toutes les crêtes sont orientées dans la même direction.

Il est remarquable de constater que les synophes larvaires d'*Heligmosomoides polygyrus polygyrus* et d'*Heligmosomum yamagutii* ne possèdent pas d'axe d'orientation, alors qu'il en existe un chez *Heligmosomoides laevis* et *Heligmosomum mixtum*. Du point de vue de l'ontogénèse larvaire, rien n'implique donc qu'*Heligmosomum* soit plus évolué qu'*Heligmosomoides*.

Ceci nous conforte dans l'idée que, du point de vue systématique, la division du genre *Heligmosomum* en deux sous-genres, proposée par ASAKAWA & SATOH (1987), est inutile. De plus, dans leur article, les auteurs choisissent *Heligmosomum mixtum* Schulz, 1954 comme espèce-type du sous-genre *Parahelgmosomum*. Dans la définition de ce sous-genre, ils s'appuient sur les caractères du synophe de spécimens récoltés chez *Clethrionomys rutilus mikado* au Japon et qu'ils ont identifiés, par erreur, à *Heligmosomum mixtum* décrit pour la première fois par Schulz (1954) chez *Clethrionomys rutilus* en Russie. En fait, il s'agit d'une autre espèce d'*Heligmosomum*, puisque le synophe d'*Heligmosomum mixtum* décrit par TRAVASSOS & DARRIBA (1929) (sous le nom d'*Heligmosomum costellatum*) chez *Clethrionomys rutilus* de Russie, puis par DURETTE-DESSET (1968) et par GENOV & JANCEV (1981), chez le même hôte et dans la même région, est caractérisé par des crêtes obliques sur toute la face dorsale et par des crêtes longitudinales sur toute la face ventrale, alors que les spécimens japonais possèdent des crêtes longitudinales uniquement sur la face ventrale gauche. Nous proposons de nommer l'espèce d'Asakawa & Satoh, 1987, *Heligmosomum asakawai* n.sp. [= *Heligmosomum* (*Parahelgmosomum*) *mixtum sensu* Asakawa & Satoh, 1987, *nec* Schulz, 1954]; en effet, la description des auteurs est suffisamment précise pour en déduire que l'identification comme *Heligmosomum mixtum* était erronée. Si le sous-genre était utilisé, il serait logique de considérer *Heligmosomum asakawai* comme l'espèce-type. Nous pensons personnellement qu'il est plus simple de ne pas utiliser ce sous-genre.

Dans la faune de France, *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* fait partie du contingent arrivé en Europe occidentale à partir du centre de dispersion d'Europe orientale (voir DURETTE-DESSET 1967), avec quelques autres espèces dont les deux seules communes sont *Heligmosomoides laevis* et *Heligmosomum mixtum*. *Heligmosomoides laevis* est bien la forme la plus primitive avec une bourse caudale symétrique et des crêtes cuticulaires longitudinales. *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* est plus évoluée que la précédente, puisque la bourse caudale est fortement asymétrique et que le nombre de crêtes est plus élevé que chez *Heligmosomoides laevis*. Elle reste cependant très proche de cette espèce, ce qui semblerait indiquer que la capture

par les Muridés s'est effectuée précocément à partir d'espèces proches des formes primitives comme *Heligmosomoides laevis*. L'espèce la plus évoluée est *Heligmosomum mixtum*, puisque les crêtes dorsales sont obliques et non longitudinales.

La morphogenèse larvaire ne permet donc pas de confirmer la position phylétique des adultes puisque les synophes de la L₄ d'*Heligmosomoides laevis* et d'*Heligmosomum mixtum* sont comparables et s'opposent à ceux d'*Heligmosomoides polygyrus polygyrus* et d'*Heligmosomoides yamagutii*. Par contre, elle met en évidence les relations étroites existant entre *Heligmosomoides* (crêtes longitudinales) et *Heligmosomum* (crêtes obliques sur au moins une des quatre faces du corps).

Remerciements

Nous remercions le Dr P. DELATTRE et Mr. J. P. QUERE du Laboratoire d'éco-éthologie de l'Institut national de recherches agronomiques de Montpellier, ainsi que le Dr P. GIRAUDOUX, du Laboratoire d'écologie de l'université de Bourgogne, qui nous ont facilité la capture des rongeurs.

RÉFÉRENCES

- ABU-MADI M. A., REID A. P., LEWIS J. W. & HOMINICK W. M., 1994. — Genomic variability within laboratory and wild subspecies of *Heligmosomoides polygyrus*. *J. Helminthol.* **68**: 93-96.
- ASAKAWA M., 1987. — Genus *Heligmosomoides* Hall, 1916 (Heligmosomidae: Nematoda) from the Japanese wood mice, *Apodemus* spp. III. The life cycle of *Heligmosomoides kurlensis kobayashii* (Nadtochii, 1966) in ICR mice and preliminary experimental infection to jirds. *J. College Dairyng* **12**: 131-140.
- 1990. — *Heligmosomum* (*Parahegmosomum*) *yamagutii* Chabaud *et al.*, 1963 (Heligmosomidae: Nematoda), from red-backed vole, *Clethrionomys r. rex* (Microtidae; Rodentia) on Mt. Petegari, Japan. *J. Rakuno Gakuen Univ.* **15**: 159-165.
- ASAKAWA M. & SATOH R., 1987. — Discovery of the genus *Heligmosomum* Railliet et Henry, 1909 (Heligmosomidae; Nematoda) from Japanese *Clethrionomys* and establishment of *Parahegmosomum* n. subgen. *J. College Dairyng* **12**: 111-119.
- BAYLIS H. A., 1926. — On a trichostrongylid nematode from the wood-mouse (*Apodemus sylvaticus*). *Ann. Mag. Nat. Hist.* **18**: 455-464.
- BROWN, E. D., MACDONALD D. W., TEW T. E. & TODD I. A., 1994. — Rhythmicity of egg production by *Heligmosomoides polygyrus* in wild wood mice, *Apodemus sylvaticus*. *J. Helminthol.* **68**: 105-108.
- BRUMPT E., 1922. — *Enseignement de parasitologie appliquée au diagnostic, à l'hygiène et à l'épidémiologie*. Masson, Paris, série 3, 7^e leçon **16**: 4-24.
- CHABAUD A. G., RAUSCH R. L. & DESSET M.-C., 1963. — Nématodes parasites de Rongeurs et d'Insectivores japonais. *Bull. Soc. Zool. France* **88**: 489-512.
- DUJARDIN F., 1845. — *Histoire naturelle des Helminthes ou Vers intestinaux*. Paris, XVI, 645 + 15 p.
- DURETTE-DESSET M.-C., 1967. — Évolution des Nématodes Héligmosomes en rapport avec celle de leurs hôtes fondamentaux, les Microtidae. *C. R. Acad. Sci.*, Paris **265**: 1500-1503.
- 1968. — Identification des Strongles de Mulots et de Campagnols décrits par Dujardin. *Ann. Parasit. Hum. Comp.* **43**: 387-404.
- 1985. — Trichostrongyloïd nematodes and their vertebrate hosts: reconstruction of the phylogeny of a parasitic group. *Adv. Parasitol.* **24**: 239-306.
- DURETTE-DESSET M.-C. & CASSONE J., 1987. — Sur deux Nématodes Trichostrongyloïdes parasites d'un Muridé africain. III. — Dualité physiologique des larves infestantes, liée aux rythmes saisonniers. *Ann. Parasit. Hum. Comp.* **62**: 577-589.

- DURETTE-DESSET M.-C., KINSELLA J. M. & FORRESTER D. J., 1972. — Arguments en faveur de la double origine des Nématodes néartétiques du genre *Heligmosomoides* Hall, 1916. *Ann. Parasit. Hum. Comp.* **62** : 365-382.
- DURETTE-DESSET M.-C. & CHABAUD A. G., 1993. — Nomenclature des Strongylida au-dessus du groupe-famille. *Ann. Parasit. Hum. Comp.* **68** : 111-112.
- ELTON C., FORD E. B., BAKER J. R. & GARDNER A. D., 1931. — The health and parasites of a wild mouse population. *Proc. Zool. Soc. London* **2** : 657-721.
- EHRENFORD F. A., 1954. — The life cycle of *Nematospiroides dubius* Baylis (Nematoda: Heligmosomidae). *J. Parasitol.* **40** : 480-481.
- FAHMY M. A. M., 1956. — An investigation on the life cycle of *Nematospiroides dubius* (Nematoda: Heligmosomidae) with special reference to the free-living stages. *Z. Parasitenk.* **17** : 394-399.
- FORRESTER D. J., 1971. — *Heligmosomoides polygyrus* (= *Nematospiroides dubius*) from wild rodents of northern California: natural infections, host specificity and strain characteristics. *J. Parasitol.* **57** : 498-503.
- GENOV T. & YANCEV Y., 1981. — The morphology and taxonomy of nematodes of the genera *Heligmosomoides* Hall, 1916 and *Heligmosomum* Railliet et Henry, 1909 (Heligmosomidae Cram, 1927) in Bulgaria. *Khelminthologiya* **12** : 8-30.
- HASEGAWA H., OTSURU M. & TOBITA K., 1983. — First record of *Heligmosomoides polygyrus* from Japan (Nematoda : Heligmosomidae). *Jap. J. Parasitol.* **32** : 419-423.
- HUBERT J. & KERBEUF D., 1984. — A new method for culture of larvae used in diagnosis of ruminant gastrointestinal strongylosis: comparison with fecal cultures. *Can. J. Comp. Med.* **48** : 63-71.
- QUINNELL R. J., BEHNKE J. M. & KEYMER A. E., 1991. — Host specificity of and a cross-immunity between two strains of *Heligmosomoides polygyrus*. *Parasitology* **102** : 419-427.
- ROMAN E., 1951. — Étude écologique et morphologique sur les Acanthocéphales et les Nématodes parasites des Rats de la région lyonnaise. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris, sér. A, Zool.* **2** : 249-270.
- SCHULZ R. S., 1954. — Dictyocaulides et Heligmosomatides, In SKRJABIN K. I., SCHIKHOBALOVA N. P. & SCHULZ R. S., *Osnovy Nematologii*, Moscou **4** : 1-123.
- SPURLOCK G. M., 1943. — Observations on host-parasite relations between laboratory mice and *Nematospiroides dubius* Baylis. *J. Parasitol.* **25** : 303-311.
- TRAVASSOS L. & DARRIBA A. R., 1929. — Notas sobre *Heligmosominae*. *Scientia Medica* **7** : 432-438.